ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 34, 6, 2000

УДК 576.893.11 : 597

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОКЦИДИЙ (SPOROZOA: COCCIDIIDA) У РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП РЫБ

© Л. М. Белова, М. В. Крылов

Впервые кокцидии у рыб были обнаружены и описаны 110 лет тому назад (Thélohan, 1890). За этот период был опубликован ряд обзоров по региональной и мировой фауне кокцидий рыб (Labbé, 1896; Stankovitch, 1921). Наиболее крупные сводки по мировой фауне кокцидий принадлежат Пеллерди (Pellérdy, 1974) и Диковой и Лому (Dyková, Lom, 1983). Пеллерди (1974) в своей монографии «Coccidia and Coccidiosis» приводит названия 66 видов кокцидий, паразитирующих у рыб. Дикова и Лом (1983), опубликовавшие свою работу через 8 лет после выхода книги Пеллерди, приводят уже 127 видовых названий кокцидий рыб.

В последние 10—15 лет изучение фауны кокцидий рыб проводилось довольно интенсивно, и число найденных видов кокцидий у рыб к концу века приблизилось к 250. Накопилось также много новых данных по систематике кокцидий, паразитирующих у рыб (Lom, Dyková, 1992; Ellis e. a., 1998) и по фауне рыб (Eschmeyer, 1990), поэтому анализ современных данных представляет определенный практический и теоретический интерес.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ КОКЦИДИЙ, ОБНАРУЖЕННЫХ У РЫБ

Таксономический ранг и место в системе кокцидий, паразитирующих у рыб, в настоящее время представляется следующим образом.

Тип Sporozoa Leuckart, 1879; emend. Krylov, Mylnikov, 1986
(Syn.: Apicomplexa Levine, 1970)

Класс Coccidea Leuckart, 1879

Отряд Coccidiida Leuckart, 1879

Сем. Cryptosporidiidae Léger, 1911*

Развитие происходит под плазматической мембраной клетки хозяина — экзоцитоплазматически; ооцисты и меронты имеют прикрепительную органеллу; спороцист нет; спорозоиты лежат свободно в ооцисте, микрогаметы не имеют жгутиков. Т. р. *Cryptosporidium* Tyzzer, 1910.

Род *Cryptosporidium* Tyzzer, 1910 (рис. 1; 4, *2*). Характеристика семейства. Т. в. *C. muris* Tyzzer, 1910.

---

* Филогенетические построения, основанные на молекулярных данных, показывают, что *Cryptosporidium* стоит ближе к гемоспоридиям (Ellis e. a., 1998).

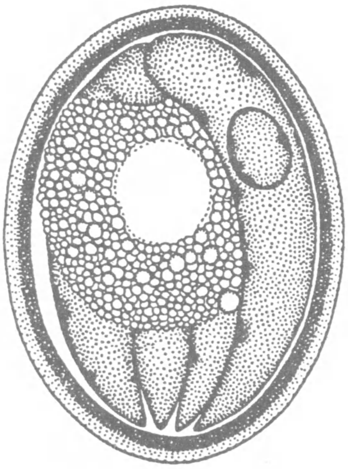

Рис. 1. Ооциста рода *Cryptosporidium* (по: Current e. a., 1986).

Fig. 1. Oocyst of the *Cryptosporidium* (by Current e. a., 1986).

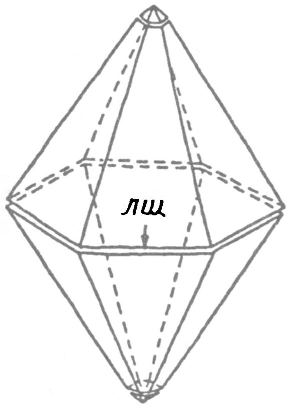

Рис. 2. Спороциста рода *Crystallospora* (из: Dyková, Lom, 1981).

ЛШ — линия шва между двумя створками.

Fig. 2. Sporocyst of the genus *Crystallospora* (from Dyková, Lom, 1981).

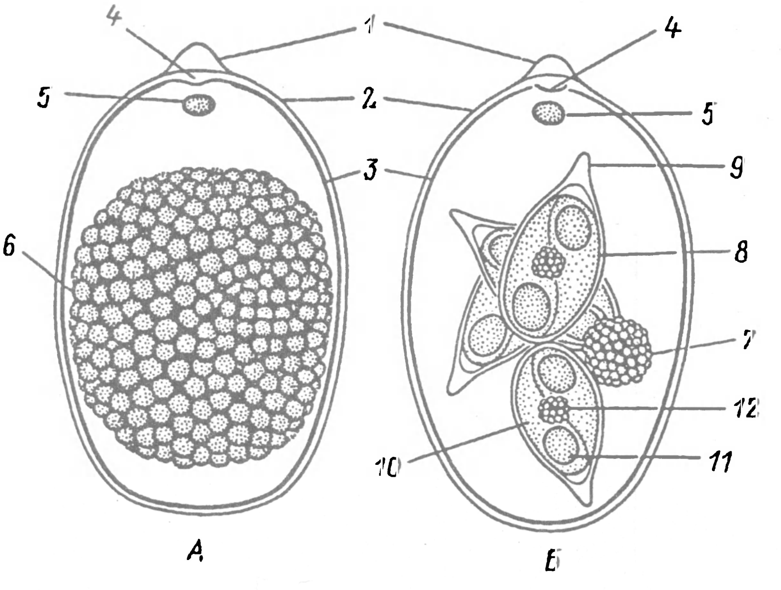

Рис. 3. Ооциста рода *Eimeria* (по: Крылов, 1994).

А — неспорулировавшая ооциста, *Б* — спорулировавшая ооциста; *1* — микропилярная шапочка; *2* — наружный слой стенки ооцисты; *3* — внутренний слой стенки ооцисты; *4* — микропиле; *5* — светопреломляющая гранула; *6* — зигота; *7* — остаточное тело в ооцисте; *8* — спороциста; *9* — штидовское тельце; *10* — спорозоит; *11* — светопреломляющее тело в спорозоите; *12* — остаточное тело в спороцисте.

Fig. 3. Oocyst of the genus *Eimeria* (by Krylov, 1994).

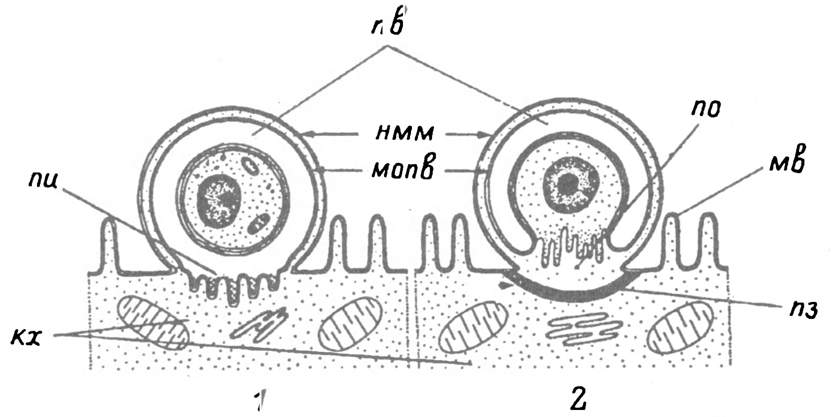

Рис. 4. Различные типы локализации кокцидий в клетках хозяина (по: Daoudi, 1987).

1 — *Epieimeria*, локализация под плазматической мембраной клетки хозяина; *2* — *Cryptosporidium*, локализация под плазматической мембраной клетки хозяина: *КХ* — клетка хозяина; *МВ* — микроворсинка; *МОПВ* — мембрана, ограничивающая паразитофорную вакуоль; *НММ* — наружная мембрана микроворсинки; *ПВ* — паразитофорная вакуоль; *ПИ* — пальцеобразные инвагинации мембраны, ограничивающей паразитофорную вакуоль; *ПЗ* — плотная зона под питающей органеллой; *ПО* — питающая органелла.

Fig. 4. Various types of localization of coccidia in the host cell (by Daoudi, 1987).

Сем. Eimeriidae Minchin, 1903

Развитие эндогенных стадий происходит в цитоплазме клетки хозяина; не имеют специальной органеллы прикрепления; ооцисты с 0, 1, 2, 4 и более спороцистами; в спороцисте содержится один или более спорозоитов; мерогония и гаметогония внутри хозяина, спорогония обычно вне организма хозяина; метроциты не формируются; микрогаметы с 2 или 3 жгутиками; гомоксенны или, по крайней мере, без агамного множественного деления в недефинитивных хозяевах. Т. р. *Eimeria* Schneider, 1875.

Род *Crystallospora* Labbé, 1896 (рис. 2). Спороцисты имеют форму 2 шестигранных пирамид, соединенных основаниями в додекаэдр. Т. в. *C. cristalloides* (Thélohan, 1893).

Род *Eimeria* Schneider, 1875 (рис. 3). В ооцисте 4 спороцисты, каждая спороциста содержит по 2 спорозоита; паразиты позвоночных и беспозвоночных. Т. в. *E. falciformis* (Eimer, 1870) Schneider, 1875.

Род *Epieimeria* Dyková, Lom, 1981 (рис. 4, *1*). В ооцисте 4 спороцисты, в каждой спороцисте по 2 спорозоита, спороцисты имеют штидовские тельца; мерогония и гамогония протекают под плазматической мембраной клетки хозяина — экзоцитоплазматически, спорогония в цитоплазме клетки хозяина; паразиты рыб. Т. в. *Ep. anguillae* (Léger, Hollande, 1922).

Род *Goussia* Labbé, 1896 (рис. 5). В ооцисте 4 спороцисты, в каждой спороцисте по 2 спорозоита, спороцисты без штидовских телец, стенки спороцисты сформированы из двух створок, соединенных меридиально; мерогония, гамогония и спорогония внутри клетки хозяина. Т. в. *G. clupearum* (Thélohan, 1894).

Род *Isospora* Schneider, 1881. В ооцисте 2 спороцисты, в каждой спороцисте по 4 спорозоита. Т. в. *I. rara* Schneider, 1881.

Род *Octosporella* Ray et Ragavachari, 1942. В ооцисте 8 спороцист, в каждой спороцисте по 2 спорозоита. Т. в. *O. mabuie* Ray et Ragavachari, 1942.

Сем. Calyptosporidae Overstreet, Hawkins, Fournie, 1984

Гетероксенны, промежуточный хозяин беспозвоночный, дефинитивный хозяин позвоночный, пойкилотермный; ооцисты с 4 спороцистами, в каждой спороцисте по 2 спорозоита. Т. р. *Calyptospora* Overstreet, Hawkins, Fournie, 1984.

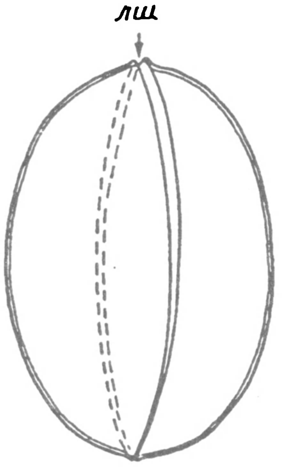

Рис. 5. Спороциста рода *Goussia* (из: Dyková, Lom, 1981).

ЛШ — линия шва между двумя створками.

Fig. 5. Sporocyst of the genus *Goussia* (from Dyková, Lom, 1981).

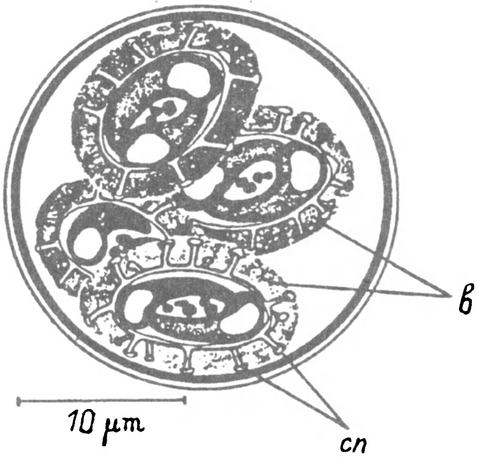

Рис. 6. Ооциста рода *Calyptospora* (по: Duszynski e. a., 1979).

в — «вуаль» спороцисты; *сп* — спороподии.

Fig. 6. Oocyst of the genus *Calyptospora* (by Duszynski e. a., 1979).

Род *Calyptospora* Overstreet, Hawkins, Fournie, 1984 (рис. 6). Спороцисты покрыты тонкой вуалью, через которую проходят 1 или более спороподий (продолговатые выступы стенки спороцисты); штидовские тельца и субштидовские тельца отсутствуют; спороцисты имеют апикальное отверстие для выхода спорозоитов, покрытое мембраной; спорозоиты развиваются в пищеварительном тракте беспозвоночного хозяина; дефинитивный хозяин — рыбы. Т. в. *C. funduli* (Duszynski e. a., 1979).

КЛЮЧИ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ КОКЦИДИЙ, ПРЕДСТАВИТЕЛИ КОТОРЫХ ПАРАЗИТИРУЮТ У РЫБ

Признаки

Ряд I. Число спороцист в ооцисте
  0 — спороцист в ооцисте нет
  1 — 2 спороцисты в ооцисте
  2 — 4 спороцисты в ооцисте
  3 — 8 спороцист в ооцисте.

Ряд II. Число спорозоитов в спороцисте
  1 — 2 спорозоита в спороцисте
  2 — 4 спорозоита в спороцисте.

Ряд III. Структура спор
  0 — спороцисты не двустворчатые
  1 — спороцисты двустворчатые
  2 — спороцисты пирамидальные.

Ряд IV. Штидовские тельца
  0 — отсутствуют
  1 — имеются.

Ряд V. Жгутики у микрогамет
0 — отсутствуют
1 — имеются.

Ряд VI. Локализация меронтов и гамонтов
1 — под плазматической мембраной — экзоцитоплазматически
2 — в цитоплазме.

Ряд VII. Число хозяев в жизненном цикле
1 — гомоксенны
2 — гетероксенны.

Ряд VIII. Наличие спороподий в спороцистах
0 — отсутствуют
1 — имеются.

Ряд IX. Наличие вуали на спороцистах
0 — отсутствует
1 — имеется.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ СЕМЕЙСТВ И РОДОВ КОКЦИДИЙ У КЛАССОВ РЫБ

Первое, что бросается в глаза при рассмотрении распространения семейств и родов кокцидий у высших таксонов рыб — это то, что у представителей класса слитночерепных (Holocephali) кокцидии не описаны, а фауна кокцидий у рыб из класса пластинчатожаберных (Elasmobranchii) значительно беднее, чем у представителей класса лучепёрых рыб (Actinopterygii).

Определительная таблица родов кокцидий, паразитирующих у рыб

Key table for coccidians parasitizing in fishes

Род	Ряд								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Calyptospora	2	1	0	0	1	2	2	1	1
Cryptosporidium	0	2	0	0	0	1	1	0	0
Crystallospora	2	1	2	1?	1	2	1	0	0
Eimeria	2	1	0	0, 1	1	2	1	0	0
Epieimeria	2	1	0	1	1	1	1	0	0
Goussia	2	1	1	0	1	2	1	0	0, 1
Isospora	1	2	0	1	1	2	1	0	0
Octosporella	3	1	0	1?	1	2	1	0	0

У пластинчатожаберных найдены кокцидии, относящиеся только к одному семейству — Eimeriidae и двум родам *Eimeria* и *Goussia*, в то время как у лучепёрых рыб обнаружены кокцидии из трех семейств (Calyptosporidae, Cryptosporidiidae, Eimeriidae) и восьми родов (*Calyptospora*, *Cryptosporidium*, *Crystallospora*, *Eimeria*, *Epieimeria*, *Goussia*, *Isospora*, *Octosporella*) (табл. 1).

Как объяснить такую ситуацию? Очевидно, что на ряд вопросов в настоящее время ответить невозможно. Но если предположить, что изучение фауны кокцидий различ-

Таблица 1

Встречаемость семейств и родов кокцидий у классов рыб

Table 1. Distribution of coccidian families and genera among classes of fishes

Класс рыб	Кокцидии	
	семейство	род
Elasmobranchii	Eimeriidae	*Eimeria* *Goussia*
Holocephali		
Actinopterygii	Calyptosporidae Cryptosporidiidae Eimeriidae	*Calyptospora* *Cryptosporidium* *Crystallospora* *Eimeria* *Epieimeria* *Goussia* *Isospora* *Octosporella*

ных групп рыб шло с более или менее сходной интенсивностью, то имеющийся материал иллюстрирует определенную, известную в паразитологии закономерность: чем богаче в количественном и качественном отношении группа хозяев, тем богаче у нее фауна паразитов. Иными словами, паразитические организмы процветают вместе со своими хозяевами. Именно поэтому у лучепёрых — одной из наиболее высокоорганизованных групп рыб, богатой видами и формами, самая богатая фауна кокцидий. Несомненно также, что фауна кокцидий лучше изучена у групп рыб, имеющих промысловое или иное практическое значение.

В настоящее время трудно судить о причинах отсутствия сообщений о находках кокцидий у слитночерепных: то ли кокцидии не паразитируют у них вовсе, то ли рыбы, относящиеся к этому классу, плохо обследованы из-за особенностей их образа жизни, относительной малочисленности и узкого распространения. Вероятно, последнее обстоятельство более правдоподобно объясняет существующее положение, и кокцидии у этого класса рыб в дальнейшем будут описаны.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ КОКЦИДИЙ У ОТРЯДОВ РЫБ

В группе рыбы выделяют 55 отрядов, из них в классе Elasmobranchii — 12 отрядов, в классе Holocephali — 1 отряд и в классе Actinopterygii — 42 отряда (Eschmeyer, 1990). Кокцидии найдены у представителей лишь 25 отрядов (табл. 2). В классе Elasmobranchii кокцидии описаны у рыб, относящихся к 6 отрядам, т. е. у половины известных отрядов. В отрядах Lamniformes, Torpedinifirmes, Rajiformes и Myliobatiformes найдены кокцидии, относящиеся только к роду *Eimeria*, а у рыб из отряда Squaliformes описаны кокцидии только из рода *Goussia*. У представителей отряда Carchariniformes обнаружены кокцидии из двух родов — *Eimeria* и *Goussia*.

У остальных 6 отрядов из класса Elasmobranchii (Hexanchiformes, Heterodontiformes, Orectolobiformes, Pristiophoriformes, Squatiniformes, Pristiformes) кокцидии неописаны. Представители этих отрядов сравнительно малочисленны в количественном и бедны в качественном отношениях, именно это обстоятельство, на наш взгляд, объясняет отсутствие описания у них кокцидий.

Очень похожая картина наблюдается в отрядах класса Actinopterygii. Кокцидии найдены лишь у 19 из 42 отрядов, входящих в этот класс рыб. Так же, как и в классе

Таблица 2

Распространение родов кокцидий у отрядов рыб

Table 2. Distribution of coccidians genera among orders of fishes

Отряд рыб	Род кокцидий							
	Ca	Cry	Crys	E	Ep	G	I	O
				Класс Elasmobranchii				
Lamniformes				+				
Carchariniformes				+		+		
Squaliformes						+		
Torpediniformes				+				
Rajiformes				+				
Myliobatiformes				+				
				Класс Actinopterygii				
Acipenseriformes				+		+		
Osteoglossiformes				+				
Anguilliformes				+	+	+		
Clupeiformes				+		+		
Cypriniformes	+			+		+	+	+
Siluriformes				+				
Salmoniformes				+		+		
Myctophiformes				+				
Gadiformes			+	+		+		
Batrachoidiformes				+				
Gobiesociformes						+		
Atheriniformes	+			+				
Cyprinodontiformes	+			+		+		
Beloniformes						+		
Beryciformes				+				
Gasterosteiformes				+		+		
Scorpaeniformes				+	+	+		
Perciformes	+	+		+	+	+		
Pleuronectiformes				+				

Примечание. + обнаружены кокцидии, включая определенных до рода; Ca — *Calyptospora*; Cry — *Cryptosporidium*; Crys — *Crystallospora*; E — *Eimeria*; Ep — *Epieimeria*; G — *Goussia*; I — *Isospora*; O — *Octosporella*.

Elasmobranchii, кокцидии у рыб из класса Actinopterygii, как правило, не обнаружены в отрядах, сравнительно бедных в количественном и качественном отношениях.

Самая богатая фауна кокцидий оказалась у рыб из наиболее крупных отрядов. Так, у рыб из отряда Cypriniformes обнаружены кокцидии, относящиеся к 5 родам (*Calyptospora*, *Eimeria*, *Goussia*, *Isospora*, *Octosporella*). Такое же количество родов кокцидий (*Calyptospora*, *Cryptosporidium*, *Eimeria*, *Epieimeria*, *Goussia*) описано у рыб из отряда Perciformes.

У представителей 4 отрядов Anguilliformes, Gadiformes, Cyprinodontiformes и Scorpaeniformes описаны кокцидии, относящиеся к трем родам (табл. 2). В остальных 13 отрядах найдены кокцидии, относящиеся либо к 1 роду, либо к 2 родам (табл. 2). Такое распределение систематических групп кокцидий по отрядам рыб определяется, по-видимому, 2 основными факторами: первый — количественным и качественным составом отрядов рыб и второй — интенсивностью обследования.

Результаты анализа встречаемости различных таксономических групп кокцидий у рыб оказались весьма интересными. Наиболее часто у рыб обнаруживаются кокцидии из родов *Eimeria* и *Goussia* (табл. 2). Кокцидии из рода *Cryptosporidium* найдены только у рыб из отряда Perciformes, а кокцидии родов *Isospora* и *Octosporella* только у Cypriniformes. Кокцидии, относящиеся к родам *Cryptosporidium*, *Isospora* и *Octosporella* легко диагностируются, поэтому субъективный фактор при определении в этом случае минимальный. Очевидно, наблюдаемая картина объективно отражает существующую закономерность: роды *Cryptosporidium*, *Isospora* и *Octosporella* имеют сравнительно ограниченное распространение у рыб. Единственная за 110 лет находка у рыб кокцидий рода *Crystallospora* свидетельствует об очень узком распространении кокцидий этого рода (Daoudi, 1987). Судить о реальном распространении у рыб кокцидий из рода *Epieimeria* сложно из-за объективных трудностей при определении (необходимость исследования эндогенных стадий развития).

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ КОКЦИДИЙ СРЕДИ РАЗЛИЧНЫХ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ГРУПП РЫБ

Специфичность кокцидий у различных групп животных изучалась с разной интенсивностью. Большой экспериментальный материал по этой проблеме накоплен по кокцидиям (сем. Eimeriidae) птиц и млекопитающих (Pellérdy, 1974). Многочисленные эксперименты по заражению хозяев гетероксенными кокцидиями показали, что для кокцидий характерна в большинстве случаев узкая специфичность. Как правило, не удается заразить гетероксенными кокцидиями хозяев, относящихся к разным семействам и даже к разным родам одного семейства (Крылов, 1961; Pellérdy, 1965; Norton, Peirce, 1971; Shah, Johnson, 1971).

Анализ встречаемости видов кокцидий у различных таксономических групп рыб в основном подтверждает данные об узкой специфичности кокцидий, полученные на кокцидиях птиц и млекопитающих. Наибольшее число видов кокцидий (184) обнаружено только у рыб одного вида (рис. 7, *Д*). Значительно меньше видов кокцидий (17) описано у различных видов рыб одного рода (рис. 7, *Г*), а также у рыб, относящихся к разным родам одного семейства (27) (рис. 7, *В*) и у рыб, принадлежащих к разным семействам одного отряда (6) (рис. 7, *Б*).

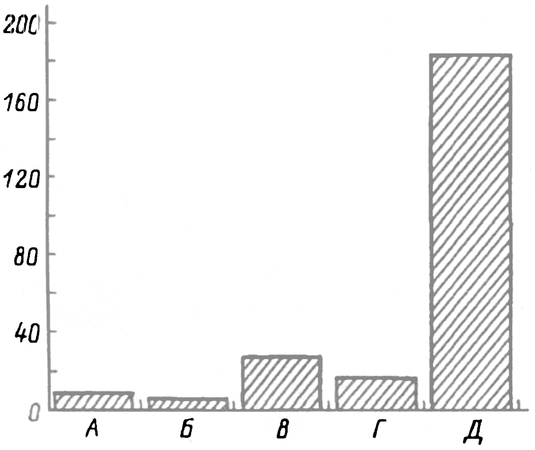

Рис. 7. Число видов кокцидий, встречающихся у различных систематических групп рыб.

А — у разных отрядов; *Б* — у разных семейство одного отряда; *В* — у разных родов одного семейства; *Г* — у разных видов одного рода; *Д* — только у одного вида; по оси ординат — число видов.

Fig. 7. A number of coccidian species found in different systematic groups of fishes.

Таблица 3

Встречаемость одних и тех же видов кокцидий у рыб, относящихся к разным отрядам

Table 3. Occurrence of certain coccidian species in fishes of different orders

Вид кокцидий	Отряд рыб
Calyptospora funduli	Atheriniformes (Атеринообразные), Cyprinodontiformes (Карпозубые)
Eimeria schulmani	Cypriniformes (Карпообразные), Perciformes (Окунеобразные)
E. liaohoensis	Cypriniformes (Карпообразные), Perciformes (Окунеобразные)
Goussia auxidis	Beloniformes (Сарганообразные), Perciformes (Окунеобразные)
G. carpelli	Cypriniformes (Карпообразные), Scorpaeniformes (Скорпенообразные), Perciformes (Окунеобразные)
G. clupearum	Clupeiformes (Сельдеобразные), Perciformes (Окунеобразные)
G. laureleus	Cypriniformes (Карпообразные), Perciformes (Окунеобразные)
G. lucida	Carchariniformes (Кархаринообразные), Squaliformes (Катранообразные)
G. variabilis	Anguilliformes (Угреобразные), Gobiesociformes (Присосковые), Scorpaeniformes (Скорпенообразные), Perciformes (Окунеобразные)

Особого внимания заслуживают находки одних и тех же видов кокцидий у рыб из двух, трех и даже четырех различных отрядов (табл. 3). Что это? Реально существующая широкая специфичность кокцидий рыб или ошибки при определении видовой принадлежности кокцидий. Очень вероятно последнее предположение, но окончательное решение проблемы возможно только экспериментальным путем.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рыбы — самая богатая в количественном и систематическом отношениях группа позвоночных, насчитывающая по оценкам различных исследователей от 50000 до 80000 видов. У этого огромного числа видов рыб описано всего около 250 видов кокцидий. Можно думать, что фауна кокцидий рыб значительно богаче, потому что кокцидии обладают, как правило, узкой специфичностью и реально предположить, что у каждого вида хозяина или близких видов хозяев паразитирует свой специфичный вид кокцидий. Если же учесть, что у одного вида рыб может паразитировать не один, а несколько различных видов кокцидий (табл. 4), то предполагаемое число существующих, но не описанных до сих пор видов паразитов значительно увеличится. Кривая, характеризующая нарастание числа описанных видов кокцидий в различные периоды времени, не выходит на плато (рис. 8), а это также свидетельствует о том, что число реально существующих, но еще не известных науке видов кокцидий у рыб достаточно велико.

В систематическом отношении кокцидии рыб изучены значительно лучше. У рыб обнаружены кокцидии, относящиеся к 8 родам. Четыре рода кокцидий описаны и найдены только у рыб (*Calyptospora* — 5 видов, *Crystallospora* — 1 вид, *Epieimeria* — 5 видов, *Goussia* — 69 видов). Представители других 4 родов кокцидий паразитируют

Таблица 4

Максимальное число видов кокцидий, описанных у одного вида рыб

Table 4. Maximum number of coccidian species recorded in one fish species

Хозяин	Число видов кокцидий
Alburnus alburnus (уклейка)	5
Hypophthalmichthys molitrix (белый толстолобик)	5
Notropis cornutus (шайнеры)	6
Rutilus rutilus (обыкновенная плотва)	8
Scardinius erythrophthalmus (красноперка)	8
Carassius auratus (золотой карась)	9

не только у рыб, но и у других групп позвоночных. Так, кокцидии рода *Cryptosporidium* обнаружены у птиц и млекопитающих. Всего известно около 10 валидных видов криптоспоридий, из рыб описан 1 вид — *C. nasoris* (Hoover e. a., 1981). Кокцидии рода *Isospora* паразитируют у амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих. Всего известно около 360 видов, у рыб описан только 1 вид — *I. sinensis* (Chen, 1984) и имеются 3 находки *Isospora* spp. определенные до рода (Давронов, 1987). Как видим, род *Isospora* у рыб представлен очень бедно по сравнению с другими группами позвоночных. В роде *Octosporella* описано 6 видов, 3 из которых (*O. notropis* Li, Desser, 1985; *O. opeongoensis* Li, Desser, 1985; *O. sasajewunensis* Li, Desser, 1985) обнаружены у рыб (Li, Desser, 1985).

Виды рода *Eimeria* наиболее широко распространены среди позвоночных, в настоящее время их насчитывается более 1700, и эта закономерность сохраняется для рыб. У рыб найдено 157 видов кокцидий рода *Eimeria*.

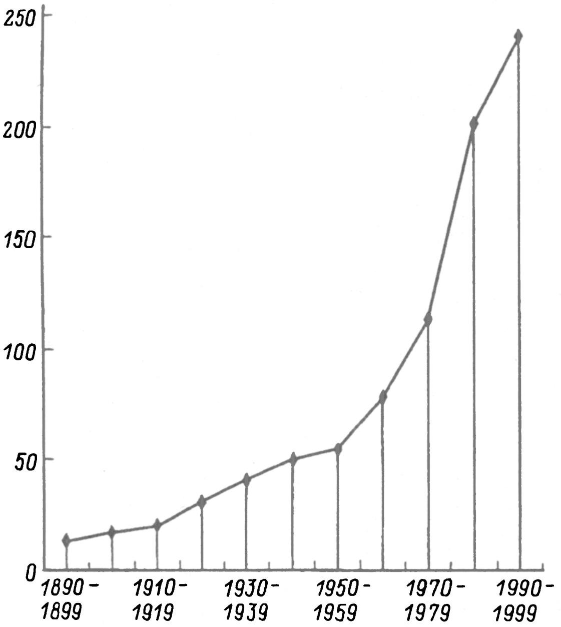

Рис. 8. Количество видов кокцидий рыб, описанных в различное время.

Fig. 8. A number of coccidian species described in different times from fishes.

Таким образом, качественный анализ фауны кокцидий рыб показывает, что у них паразитирует довольно богатая в систематическом отношении фауна кокцидий. Однако можно предположить, что ожидаемое число видов и систематическое разнообразие кокцидий рыб значительно превосходит известное, исследователей в этой области еще ждет много интересных открытий.

Работа выполнена при финансовой поддержке ФНЦТП «Биологическое разнообразие» и Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 99-04-49579. Авторы признательны д. б. н. Пугачеву О. Н. за помощь при сборе информации по фауне кокцидий, а также д. б. н. Балушкину А. В. и к. б. н. Богуцкой Н. Г. за консультации по систематике рыб.

Список литературы

Давронов О. Кокцидии рыб Узбекистана // Паразитология. 1987. Т. 21, вып. 2. С. 115—120.

Крылов М. В. Паразито-хозяинная специфичность кокцидий овец и коз // Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН ТаджССР. 1961. Т. 20. С. 7—14.

Крылов М. В. Возбудители протозойных болезней домашних животных и человека (в 2 томах). СПб., 1994. 552 с.

Chen C.-L. Parasitic organisms of freshwater fish of China // Comp. Edit. Hydrobiol. Acad. Sin., 1984. P. 9—18.

Current W. L., Upton S. J., Haynes T. B. The life cycle of Cryptosporidium baileyi n. sp. (Apicomplexa, Cryptosporidiidae) infecting chickens // J. Protozool. 1986. Vol. 33, N 2. P. 289—296.

Daoudi F. Coccidies et coccidioses de poissons mediterraneens: ultrastructure et biologie // Thesis Univ. Sci. Tech. Lang. Montpellier, France, 1987. 302 p.

Duszynski D. W., Solangi M. A., Overstreet R. M. A new unusual eimerian (Protozoa: Eimeriidae) from the liver of the gulf killifish, Fundulus glandis // J. Wildl. Dis. 1979. Vol. 15. P. 543—552.

Dyková I., Lom J. Fish coccidia: critical notes on life cycles, classification and pathogenicity // J. Fish. Dis. 1981. Vol. 4. P. 487—505.

Dyková I., Lom J. Fish coccidia: an annotated list of described species // Folia Parasitol. Prague. 1983. Vol. 30. P. 193—208.

Ellis J. T., Morrison D. A., Jeffries A. C. The phylum Apicomplexa; an update on the molecular phylogeny // System. Assoc. Spec. 1998. Vol. 56. P. 255—274.

Eschmeyer W. N. Catalog of the Genera of Recent Fishes. California Acad. Sci. San Francisco, 1990. P. 435—495.

Hoover D. M., Hoerr F. J., Carlton W. W., Hinsman E. J., Ferguson H. W. Enteric cryptosporidiosis in a naso tang, Naso lituratus Bloch and Schneider // J. Fish. Dis. 1981. Vol. 4. P. 425—428.

Labbé A. Recherches zoologiques, cytologique et biologiques sur lex coccidies // Arch. Zool. Exp. Gen. 1896. T. 4, ser. 3. S. 517—654.

Li L., Desser S. S. Three new species of Octosporella (Protozoa: Coccidia) from cyprinid fish in Algonquin Park, Ontario // Canad. J. Zool. 1985. Vol. 63. P. 1859—1862.

Lom J., Dyková I. Protozoan parasites of fishes. Elsevier, 1992. P. 95—123.

Norton C. C., Peirce M. A. The life cycle of Eimeria bateri (Protozoa: Eimeriidae) in the Japanese quail // J. Protozool. 1971. Vol. 18. P. 57—62.

Pellérdy L. Die Differentialdiagnose der Geflugelkokzidiose // Angew. Parasit. 1965. Bd 5. S. 9—12.

Pellérdy L. Coccidia and coccidiosis. Budapest: Akad. Kiado, 1974. P. 43—80.

Shah H. L., Johnson C. A. Eimeria bateri Bhatia, Pandey and Pande, 1965 from the Hungarian quail Coturnix c. coturnix in the United States and its attempted transmission to the chicken // J. Protozool. 1971. Vol. 18. P. 219—220.

Stankovitch S. Systematique et repartition des coccidies des poissons d'eau douce // Ann. Univ. Grenoble. 1921. T. 33. P. 343—361.

Thélohan P. Sur deux coccidies nouvelles, parasites de l'epinoche et de la sardine // C. R. Soc. Biol. 1890. T. 42. S. 345—348.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 9.03.2000

A DISTRIBUTION OF COCCIDIANS (SPOROZOA: COCCIDIIDA) ON DIFFERENT SYSTEMATIC GROUPS OF FISHES

L. M. Belova, M. V. Krylov

Key words: Coccidiida, fishes, host-parasite associations.

SUMMARY

There are about 250 coccidian species associated with fishes. They belong to 8 genera (*Calyptospora*, *Cryptosporidium*, *Crystallospora*, *Eimeria*, *Epieimeria*, *Goussia*, *Isospora*, *Octosporella*) and 3 families (*Calyptosporidae*, *Cryptosporidiidae*, *Eimeriidae*). Two genera are represented by great number of species associated with fishes: *Eimeria* — 157 and *Goussia* — 69 species. Most diverse fauna of coccidians was found in fishes of the class Actinopterigii; fishes of the class Elasmobranchii have significantly less number of coccidians. These parasites have never been recorded on the class Holocephali. Coccidian have been recorded in 55 orders of fishes. Within the Actinopterigii, the richest coccidian fauna is recorded from Cypriniformes and Perciformes.

Accumulated data on host associations proves that coccidian species have mainly a restricted hosts specificity.